УДК 576.895.121:597.552.51

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЦЕСТОДЫ PROTEOCEPHALUS PERCAE (MÜLLER 1780), ПАРАЗИТИРУЮЩЕЙ У СИГОВЫХ РЫБ

© Л. В. Аникиева,* Е. П. Иешко, Д. И. Лебедева

Институт биологии КарНЦ РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 * E-mail: anikieva@krc.karelia.ru Поступила 11.06.2014

Изучена морфологическая изменчивость цестоды *Proteocephalus pe¹cae* из аборигенного хозяина — окуня *Perca fluviatilis* и двух видов сиговых рыб (сига *Coregonus lavaretus* и омуля *C. autumnalis*) в озерных товарных хозяйствах Карелии. Установлено, что гостальные группировки *P. pe¹cae* различаются морфометрическими показателями признаков и характером их варьирования. В морфологической структуре *P. pe¹cae* из аборигенного хозяина выделено 3 морфы, соотношение численности которых относительно выровнено. Группировки из сига и омуля отличаются от таковой из окуня морфологической структурой и доминированием разных морф. Сделан вывод о том, что изменения морфологической структуры *P. pe¹cae* связаны с различием в экологических нишах трех разных видов хозяев паразита и отражают начальные этапы микроэволюции. Полученные результаты позволяют оценить адаптивную реакцию паразитических червей на новых хозяев, заселенных в водоем.

Ключевые слова: цестода Proteocephalus percae, внутрипопуляционная изменчивость, окунь, сиговые рыбы.

Одной из приоритетных задач современных экологических исследований является изучение водных сообществ в условиях меняющейся среды. Вселение новых для водоема видов приводит к существенным изменениям в структуре рыбного населения и перестройке трофических цепей (Решетников и др., 1982; Биологические..., 2004; Криксунов и др., 2005). Расселение рыб за пределами естественного ареала сопровождается заносом паразитов, которые в ряде случаев вызывают эпизоотии у аборигенных видов (Лутта, 1940; Malmberg, 1989; Molnar et al., 1994; Sures, Knopf, 2004; Granath et al., 2007, и др.). Причины и последствия этого явления изучены слабо. Данные о том, как и какими темпами проходит становление видового состава паразитов и зараженности паразитами рыб-интродуцентов, крайне ограничены (Евсеева и др., 1999; Карасев и др., 2009; Аникиева, Иешко,

2010; Соколов и др., 2011; Ieshko et al., 2013). Изучение адаптаций паразитов при освоении новых видов хозяев имеет не только практическое, но и большое теоретическое значение для понимания микроэволюционных аспектов видообразования и становления паразито-хозяинных отношений.

Proteocephalus percae (Müller 1780) — типичный паразит обыкновенного окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 встречается почти повсеместно в ареале хозяина. Широко распространен в Евразии — реках, озерах, прибрежных участках моря (Фрезе, 1965; Атлас..., 2003). Вид гетероморфен по форме половозрелых члеников и яичника (Hanzelova et al., 1995; Аникиева, 2005) и обладает широкими границами морфологической изменчивости (Аникиева, 1992, 1993). Как неспецифичный паразит *P. percae* зарегистрирован у щуки и корюшки (Аникиева, 1995, 1998). В озерных товарных хозяйствах Карелии паразит окуня *P. percae* был обнаружен у сиговых рыб (Румянцев, 1976).

Целью настоящей работы явилось изучение морфологической изменчивости паразита окуня *P. регсае* при паразитировании в сиговых рыбах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили сборы цестод из оз. Маткъярви (Южная Карелия). В исходном состоянии озеро относилось к плотвично-окуневому типу. Сиговые рыбы (сиг *Coregonus lavaretus* Linnaeus, 1758 и омуль *С. autumnalis* Pallas, 1776) вселялись в водоем на стадии заводской молоди. Всего было вскрыто 16 экз. окуня длиной 9—14 см, весом 14—31 г, 15 экз. сига длиной 16—26 см, весом 90—460 г и 13 экз. омуля длиной 14—32 см, весом 30—370 г. Цестоды были собраны в мае—июне 1970 г. Е. А. Румянцевым и любезно переданы в наше распоряжение.

Морфологическую изменчивость *P. percae* изучали на тотальных препаратах, окрашенных кармином (Быховская-Павловская, 1985). Микроскопирование и измерение червей выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН. Анализировали размеры стробилы, половозрелых члеников, бурсы цирруса, яичника, число семенников и отношение длины бурсы цирруса к ширине членика. Выбирали членики (проглоттиды), находящиеся на одной и той же стадии развития (со сформированными репродуктивными органами, но без яиц в матке). Значимость различий в показателях *P. percae* из разных хозяев определяли по критериям Стьюдента и Фишера (Лакин, 1990). Структуру морфологического разнообразия *P. percae* выявляли с помощью дискриминантного анализа, выполненного в программе PAST (Hammer et al., 2001). Всего было изучено 24 экз. цестод из окуня, 19 цестод из сига и 20 из омуля.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфометрические показатели *P. percae* из окуня оз. Маткъярви были близки к установленным ранее для малых водоемов Карелии (Аникиева, 2007) и характеризовались относительно невысоким размахом изменчивости (табл. 1).

Таблица 1
Морфометрические показатели *P. percae* из разных видов хозяев в оз. Маткъярви
Тable 1. Morphometric parameters of *P. percae* from different hosts in the Lake Matk'yarvi

Показатели	O (1)	C (2)	Cur (2) Orang (2)		Критерий Стьюдента		
показатели	Окунь (1)	Сиг (2)	Сиг (2) Омуль (3)	1—2	1—3	2—3	
Длина половозрелого членика	*455 ± 36 **211—775	757 ± 57 385—1190	386 ± 13.6 280-490	4.5	1.8	6.4	
Ширина половозре- лого членика	722 ± 32 514—1128	782 ± 27 560—1015	721 ± 16.7 560—840	1.4	0.03	1.4	
Число семенников	45 ± 2.2 23—57	48 ± 2.3 32—69	40 ± 1.3 27—48	0.9	0.8	3.03	
Длина бурсы цирруса	253 ± 10 212 - 381	295 ± 6.1 252 - 350	251 ± 5.7 175-280	3.6	0.2	5.3	
Размах крыльев яич- ника	508 ± 27 388—846	536 ± 18 420-700	553 ± 17 420—665	0.9	1.4	0.7	
Высота крыльев яич- ника	130 ± 8 71—176	165 ± 10 91—245	97 ± 3 70—126	2.8	4.4	6.5	
Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика	0.0-	$\begin{array}{c} 0.38 \pm 0.01 \\ 0.28 - 0.48 \end{array}$	$\begin{array}{c} 0.35 \pm 0.01 \\ 0.26 - 0.41 \end{array}$	2.1	0	2.1	
Длина стробилы, см	2.3 ± 0.2 1.5-4.0	2.5 ± 0.4 1-5.5	$0.8 \pm 0.1 \\ 0.6 - 1.3$	0.5	7.5	4.1	
Ширина стробилы, мм	0.8 ± 0.04 0.5—1.1	$\begin{array}{c c} 0.7 \pm 0.08 \\ 0.3 - 1.1 \end{array}$	$\begin{array}{c} 0.5 \pm 0.03 \\ 0.3 - 0.6 \end{array}$	1.7	1.4	2.4	

Примечание. * — М ± m; ** — lim.

При попарном сопоставлении выборок обнаружено, что выборки цестод из сига и омуля отличались от выборки цестод из окуня границами изменчивости признаков, средними значениями и характером варьирования (табл. 1, 2). Размах изменчивости большинства признаков *P. регсае* из сига был шире, чем из окуня. Три признака (ширина половозрелого членика, длина бурсы цирруса и крыльев яичника) колебались в меньших пределах и полностью входили в диапазон значений цестод из окуня. Половозрелые членики и бурса цирруса в выборке цестод из сига имели достоверно большую среднюю длину, яичник — высоту, а отношение длины бурсы цирруса к ширине членика — большие значения, чем в выборке цестод из окуня. Выборка цестод из сига отличалась от выборки цестод из окуня более высоким уровнем изменчивости длины крыльев яичника, отношения длины бурсы цирруса к ширине членика, длины и ширины стробилы, а длина бурсы цирруса — более низким уровнем изменчивости (табл. 1, 2).

Все признаки *P. регсае* из омуля, за исключением отношения длины бурсы цирруса к ширине членика, имели меньший диапазон вариабельности значений и меньшие значения нижней границы показателей признаков, чем у *P. регсае* из окуня. Четыре признака *P. регсае* из омуля (длина и ширина членика, число семенников и размах крыльев яичника) полностью входили в диапазон значений этих признаков *P. регсае* из окуня. По средним значениям выявлены достоверные различия в размерах стробилы и

Таблица 2 Дисперсия морфометрических показателей *P. percae* из разных видов хозяев в оз. Маткъярви

Table 2. Variance of morphometric parameters of P.	percae	from	different	hosts
in the Lake Matk'yarvi	_			

П	0 (1)	Cur (2) Order (2		Значения F (р = 0.05)		
Показатели	Окунь (1)	Сиг (2)	Омуль (3)	1—2	1—3	2—3
Длина половозрелого членика	27279	52573	3723	1.9	7.3	14
Ширина половозрелого членика	21509	13403	5617	1.6	3.8	2.4
Число семенников	71	91.8	31.5	1.3	2.3	2.9
Длина бурсы цирруса	1985	662	643	3.0	3.1	1.0
Размах крыльев яичника	13215	5360	5418	2.5	2.4	1.0
Высота крыльев яичника	1030	1646	160	1.6	6.4	10.3
Отношение длины бурсы цирруса к ширине чле- ника	0.0014	0.0033	0.0016	2.4	1.1	2.1
Длина стробилы, см	0.623	1.545	0.05	2.5	12	31
Ширина стробилы, мм	0.025	0.07	0.009	2.8	2.8	7.8

Примечание. Табличные значения F при уровне значимости 0.05 равны 2.1—2.2.

высоте яичника. Более низкий уровень изменчивости — у всех признаков, кроме отношения длины бурсы цирруса к ширине членика (табл. 1, 2).

Выборки *P. percae* из сига и омуля были наименее сходны. Различия обнаружены в размахе изменчивости большинства признаков, их средних значениях и уровне варьирования (табл. 1, 2).

Выборки *P. регсае* из разных видов хозяев различались частотами значений признаков. В вариационных рядах *P. регсае* из окуня чаще доминировал один частотный класс. В выборке цестод из омуля — преимущественно два класса значений признаков. Вариационный ряд значений в выборке цестод из сига растянут и сглажен, а модальные классы имели большие значения, чем в выборке цестод из окуня. Наибольшие различия обнаружены в распределении частот значений длины половозрелых члеников, бурсы цирруса, стробилы, высоты яичника и числа семенников (рис. 1).

По совокупности всех признаков дискриминантным анализом было выделено 3 группировки *P. регсае*. Пошаговым регрессионным анализом морфометрических показателей признаков установлено, что разграничение группировок определено тремя признаками — длиной членика, длиной бурсы цирруса, высотой крыльев яичника (табл. 3). Основной вклад в формирование первой дискиминантной функции принадлежал длине членика и положительно коррелирующими с ней значениям длины бурсы цирруса и высоты крыльев яичника. Во второй функции доминировало влияние значений высоты крыльев яичника, изменение которой отрицательно связано с длиной членика и бурсы цирруса. Обе вычисленные дискриминантые функции дали достоверные результаты для разделения

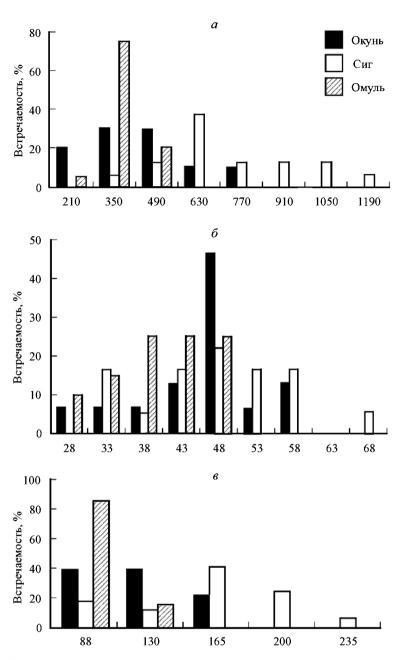


Рис. 1. Частотное распределение значений признаков P. percae из разных видов хозяев. a — длина половозрелого членика, мкм; δ — число семенников; ϵ — высота крыльев яичника, мкм.

Fig. 1. Frequency distribution of the character values in P. percae from different hosts.

группировок особей. Первой функции принадлежало 92.63 % объясненной дисперсии признаков, второй — 7.37 %. Достоверность рассчитанных дискриминантных функций определялась с использованием функции Лямбда Уилкса (Wilks Lambda). Данный коэффициент характеризовал долю дисперсии оценок дискриминантной функции, которая не обусловлена

Таблица 3 Морфологические признаки *P. percae* и коэффициенты дискриминантных уравнений

Table 3. The morphology of *P. percae* and coefficients of discriminant equations

Признак	Коэффициенты дискриминантных уравнений			
	1	2		
Длина членика Длина бурсы цирруса	0.548269 0.483194	-0.780567 -0.316388		
Высота яичника	0.507889	0.994821		

Таблица 4
Показатели достоверности Лямбда Уилкса (Wilks Lambda) дискриминантных уравнений

Table 4. Significance indicators (WilksLambda) of discriminant equations

Дискриминантные уравнения	Wilks Lambda	Chi-Square	DF	P-Value
1 2	0.322165 0.879112	53.2365 6.0556	6 2	0.0000 0.0484

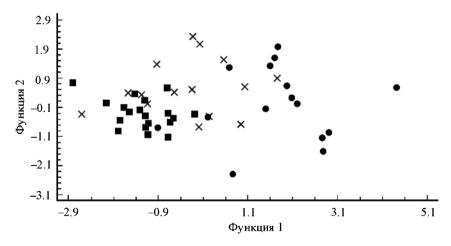


Рис. 2. Ординация *P. percae* из разных хозяев в осях дискриминантных компонент (черный круг — омуль, крест — сиг, квадрат — окунь).

Fig. 2. Ordination of *P. percae* from different hosts in the coordinate frame of the discriminant functions (solid circles — Arctic cisco, blank circles — whitefish, squares — perch).

Таблица 5

Классификация гостальных группировок цестоды Proteocephalus percae с использованием дискриминантного анализа

Table 5. Classification of *Proteocephalus percae* groups from different host species according to discriminant analysis

Хозяин	Встречаемость морфологических форм P. percae, %				
	I	II	III		
Окунь Сиг	47	33	20		
Сиг	13	6	81		
Омуль	10	90	0		

различиями между группами. Несмотря на то что вычисленные функции различались по вероятности прогноза, оба уравнения достоверны при высоком уровне значимости (табл. 4). Ординация *P. percae* из разных видов хозяев в осях дискриминантных функций представлена на рис. 2.

Достоверность рассчитанных дискриминантных функций определялась с использованием функции Лямбда Уилкса (Wilks Lambda). Данный коэффициент характеризовал долю дисперсии оценок дискриминантной функции, которая не обусловлена различиями между группами. Несмотря на то что вычисленные функции различались по вероятности прогноза, оба уравнения достоверны при высоком уровне значимости (табл. 4). Ординация *P. регсае* из разных видов хозяев в осях дискриминантных функций представлена на рис. 2.

В координатах двух рассчитанных дискриминантных функций установлено, что выборка цестод из окуня включала все три выделенные формы *P. percae* (I, II и III). Их встречаемость в окуне была сходной. Гостальная группировка *P. percae* из сига также включала 3 формы. Однако их соотношение было иным. В структуре группировки *P. percae* из сига доминировала форма III, две другие были малочисленны. У омуля обнаружено только 2 формы *P. percae*. Одна из них (форма II) доминировала, другая была малочисленна (табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении морфологической изменчивости паразита сиговых рыб цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) из европейской корюшки *Osmerus eperlanus* L. установлено, что освоение паразитом нового для водоема вида хозяина сопровождается формированием гостальной группировки, которая сочетает признаки экоформ, приуроченных к местным видам хозяев — сигу (*Coregonus lavaretus*) и ряпушке (*Coregonus albula* L.). По длине стробилы цестоды из корюшки ближе к фенотипу из ряпушки. По размерам трофико-репродуктивных органов — из сига. В то же время цестоды из корюшки отличаются сочетанием более крупных размеров органов прикрепления и короткой стробилой с широкими члениками (Аникиева, Иешко, 2010).

В настоящей работе показано, какие морфологические изменения претерпевает типичный паразит окуня *P. регсае* при паразитировании в новых для водоема двух видах сиговых рыб. Гостальная группировка *P. регсае* из аборигенного вида хозяина — окуня оз. Маткъярви гетерогенна и представлена тремя морфами, встречаемость которых сходна. Гостальная группировка *P. регсае* из сига более разнообразна, чем гостальная группировка паразита из омуля. В ее составе присутствуют все три установленные для аборигенной группировки паразита морфы. Однако ее морфологическая структура резко отличается от гостальной группировки из окуня доминированием только одной из морф. Две другие малочисленны. Структура гостальной группировки паразита из омуля проста: две морфы, одна из которых доминирует, вторая малочисленна.

Важной особенностью *P. percae* при паразитировании в сиге является высокое морфологическое разнообразие как по экстерьерным признакам (длине и ширине половозрелых члеников), так и по признакам внутренних структур (числе семенников, размерам яичника). Относительно стабилен только один признак: длина бурсы цирруса, доминирующие значения которого варьируют в пределах 250—315 мкм. Низкие значения дисперсии яичника и бурсы цирруса отражают снижение уровня изменчивости репродуктивных признаков *P. percae* при паразитировании в сиге. Структура морфологической изменчивости *P. percae* в омуле по сравнению с гостальной группировкой из окуня более проста. Исчезают крайние варианты значений экстерьерных признаков (длины стробилы и размеров члеников), относительное разнообразие сохраняется по репродуктивным признакам.

Сопоставление полученных нами данных с особенностями экологии и биологии окуня и сиговых рыб показывает, что установленные изменения в морфологии *P. percae* отражают различия в экологических нишах трех разных видов хозяев паразита в оз. Маткъярви. Окунь — вид со смешанным типом питания. В его рационе присутствуют зоопланктон, бентос и рыба. Младшие возрастные группы окуня питаются зоопланктоном. Половозрелые окуни в возрасте 3—4 лет имеют смешанный тип питания, включающий все три компонента пищи. Рыбы старших возрастных групп хищничают (Решетников и др., 1982). Сиг характеризуется широким спектром питания. Основной его пищей служат моллюски, личинки насекомых и планктонные организмы. В оз. Маткъярви с низкими количественными показателями бентоса $(4.0-9.5 \text{ г/м}^2)$ сиг питается в толще воды и ее поверхностных слоях за счет планктона и насекомых (Румянцев, 1976). Омуль — специфичный планктофаг. В оз. Маткъярви он осваивает средние и нижние слои пелагиали и питается преимущественно копеподами (Гордеева, Носатова, 1971). Различия в спектре питания и экологические особенности поведения окуня, сига и омуля определяют их адаптацию к разделению и использованию экологических ниш.

Гостальная радиация — важнейший фактор эволюции паразитов. Как известно (Hanzelova et al., 1995; Scholz et al., 2007), паразит окуня *P. percae* и паразит сиговых рыб *P. longicollis* — близкородственные и морфологически сходные виды. Дискриминантный анализ позволил оценить обобщенные различия между гостальными формами *P. percae*, обитающими в трех видах хозяев с учетом изменчивости всех анализируемых признаков.

Благодаря этому методу удалось выявить те признаки цестод, которые формируют различия между отдельными экоформами. Проведенные нами исследования позволяют считать, что *P. percae* был исходным видом для паразита лососевидных и сиговых рыб *P. longicollis*, гостальные формы которого различаются как хорошие виды, но связаны рядом переходов (Аникиева, 2000). Изучение морфологической изменчивости методами вариационной статистики показало, что по степени конформности гостальная группировка *P. percae* из интродуцированных сигов оз. Маткьярви не только не уступает окуневой, но даже превосходит ее по размаху изменчивости, индивидуальным и средним значениям признаков. Полученные данные свидетельствуют о том, что в условиях природных водоемов у сиговых рыб наряду с их типичным паразитом цестодой *P. longicollis* может встречаться и паразит окуня цестода *P. percae*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение морфологической изменчивости *P. percae* в типичном хозяине окуне и вселенных в оз. Маткъярви новых видах рыб (интродуцированных сиговых) позволило оценить место и роль новых гостальных группировок в способности популяции паразита адекватно реагировать на изменение условий среды. На примере цестоды *P. percae* прослежен характер и уровень изменчивости паразита в изменяющихся условиях обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены при поддержке гранта президента РФ по господдержке ведущих научных школ на 2014—2015 гг., (НШ-1410.2014.4), а также средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ темы 51.4, № г. р. 01201358738).

Список литературы

- Аникиева Л. В. 1992. Морфологическая изменчивость популяции Proteocephalus perсае в озере Риндозере. Паразитология. 26 (5): 389—395.
- Аникиева Л. В. 1993. Морфологическая разнородность популяции Proteocephalus perсае в водоемах Карелии. Паразитология. 27 (3): 260—268.
- Аникиева Л. В. 1995. Морфологическая изменчивость цестод рода Proteocephalus (Cestoda: Proteocephalidea) при паразитировании в факультативных хозяевах. Паразитология. 29 (6): 505—510.
- Аникиева Л. В. 1998. Цестоды рода *Proteocephalus* из корюшки Osmerus eperlanus. Паразитология. 32 (2): 134—140.
- Аникиева Л. В. 2000. Популяционная морфология цестод рыб (на примере рода Proteocephalus: Proteocephalidea): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 73 с.
- Аникиева Л. В. 2005. Фенотипическая изменчивость паразита окуня цестоды Proteocephalus percae (Müller, 1780) (Proteocephalidea) в разных частях видового ареала. Паразитология. 39 (5): 386—396.
- Аникиева Л. В. 2007. Популяционные аспекты изучения морфологической изменчивости цестоды Proteocephalus percae (Cestoda: Proteocephalidea) в онтогенезе. Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 11: 3—9.

- Аникиева Л. В., Иешко Е. П. 2010. Микроэволюционные аспекты морфологической изменчивости и специфичности цестод на примере паразита сиговых рыб цестоды Proteocephalus longicollis (Zeder, 1800) (Proteocephalidae). Паразитология. 44 (3): 217—225.
- Атлас пресноводных рыб России. 2002. Т. 2. М.: Наука. 253 с.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. 2004 / Алимов А. Ф., Богуцкая Н. Г. (ред.). М.; СПб.: Товарищ. науч. изд. КМК. 436 с.
- Быховская Павловская И. Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с.
- Гордеева Л. Н., Носатова Г. М. 1971. О питании байкальского омуля в Вешкелицких озерах. В кн.: Матер. 16 конф. по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 75—77.
- Евсеева Н. В., Иешко Е. П., Шульман Б. С. 1999. Роль акклиматизации в формировании паразитофауны европейской корюшки Osmerus eperlanus (L.) в условиях Сямозера (Карелия). Паразитология. 33 (5): 404—409.
- Карасев А. Б., Пономарев С. В., Еременко О. С. 2009. Паразитофауна европейской корюшки Osmerus eperlanus некоторых изолированных озерных популяций северо-европейской части России. В кн.: Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 266—269.
- Коросов А. В. 1996. Экологические приложения компонентного анализа. Петрозаводск, Изд-во Петрозавод. ун-та. 151 с.
- Криксунов Е. А., Бобырев А. Е., Бурменский В. А., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. 2005. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. Карельский научный центр. Петрозаводск. 54 с.
- Лакин Г. Ф. 1990. Биометрия. М.: Высш. шк. 352 с.
- Лутта А. С. 1940. О заражении аральского шипа (Acipenser nudiventris) жаберным сосальщиком Nitzschia sturionis Abildg. Тр. Ленинград. общ-ва естествоисп. 68 (4): 40—60.
- Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П., Титова В. Ф., Бушман Л. Г., Иешко Е. П., Макарова Н. П., Малахова Р. П., Помазовская И. В., Смирнов Ю. А. 1982. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука. 234 с.
- Румянцев Е. А. 1976. Паразитофауна сиговых (Coregonidae), интродуцируемых в Карелии. В кн.: Паразитологические исследования в Карельской АССР и Мурманской обл. / Лутта А. С. (ред.). Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР. 176—185
- Соколов С. Г., Протасова Е. Н., Решетников А. Н., Воропасва Е. Л. 2011. Взаимодействие интродуцированного ротана Perccottus glenii Dubowski,1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) с местными видами рыб: паразитологический аспект проблемы. Поволжский экологический журнал. 2: 203—211.
- Фрезе В. И. 1965. Протеоцефаляты ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М.: Наука. 538 с.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica, 4 (1): 9pp. Режим доступа: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Hanzelova V., Snabel V., Spakulova M., Kralova I., Fagerholm H.-P. 1995. A comparative study of the fish parasites Proteocephalus exiguus and P. percae (Cestoda: Proteocephalidae): morphology, isoenzymes, and karyotype. Canadian Journ. of Zool., 3: 1191—1198.
- Granath W. O., Gilbert M. A., Wyatt-Pescador E. J., Vincent E. R. 2007. Epizootoology of *Myxobolus cerebralis*, the causative agent of salmonid whirling disease in the Rock Creek drainage of West-Central Montana. Journ. of Parasitol. 93: 104—119.
- Ieshko E. P., Shulman B. S., Lebedeva D. I., Barskaya Yu. Yu., Niemela E. 2013. Bullhead (Cottus gobio L.) invasion in the Utsjoki River (Northern Finland): parasitological aspects. Russian Journ. of Biol. Invasions. 4 (1): 17—23.

- Malmberg G. 1989. Salmonid transports, culturing and Gyrodactylus infections in Scandinavia. In: Parasites of Freshwater Fishes of North-West Europe. Petrozavodsk, Karelian Research Center RAS. 88—104.
- Molnar K., Szekely Cs., Perenyi M. 1994. Dynamics of Anguillicola crassus (Nematoda: Dracunculoida) infection in eels of Lake Balaton, Hungary. Folia Parasitologic., 41: 193—202.
- Scholz T., Hanzelova V., Skerikova A., Shimazu T., Rolbiecki L. 2007. An annotated list of species of the Proteocephalus Weinland, 1858 aggregate sensu de Chambrier et al. (2004) (Cestoda: Proteocephalidea), parasites of fishes in the Palaearctic Region, their phylogenetic relationships and key to their identification. Systematic Parasitology. 67: 139—156.
- Sures B., Knopf K. 2004. Parasites as a threat to freshwater eels. Science. 304: 209—211.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF PROTEOCEPHALUS PERCAE (MÜLLER 1780) PARASITIZING COREGONID FISHES

L. V. Anikieva, E. P. Ieshko, D. I. Lebedeva

Key words: Proteocephalus percae, intrapopulation variability, pearch, Coregonidae fish.

SUMMARY

Morphological variability of *Proteocephalus percae* from native host — perch *Perca fluviatilis* and two species of coregonids (whitefish *Coregonus lavaretus* and Arctic cisco *C. autumnalis*) from fish farms of Karelia were studied. Parasite groups from 3 host species differed by morphometric parameters. Morphological structure of *P. percae* from native host included three morphs, those numbers were almost equal. Parasite groups of whitefish and Arctic cisco differed from that of perch in morphological structure and dominance of different morphs. Changes of the *P. percae* morphological structure was related to differences in ecological niches of three hosts of parasite. This reflects the initial stages of microevolution. The results obtained allow us to estimate an adaptive response of parasitic worms to new host species settling to pond.